Caldasia 24(2) 2002: 293-316

ESTUDIOS MICROMORFOLÓGICOS Y ANATÓMICOS EN EL GÉNERO NEOTROPICAL *AXONOPUS* (POACEAE: PANICEAE). II. ANTECIO SUPERIOR[1]

Anatomical and micromorphological studies of the neotropical genus *Axonopus* (Poaceae: Paniceae). II. Upper anthecium

Diego Giraldo-Cañas
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá D. C., Colombia. giraldoc@ciencias.unal.edu.co

RESUMEN

Se estudiaron, mediante el uso de microscopía electrónica de barrido (MEB), las características micromorfológicas y anatómicas del antecio superior del género *Axonopus*. Se examinaron especímenes de 40 especies, representantes de todas las categorías infragenéricas propuestas para el género. Se indagó la forma, el color, la textura, el ornamento, el callo y la porción de germinación del antecio superior. Asimismo, se investigó la presencia y el tipo de papilas, de micropelos bicelulares, de macropelos unicelulares, de cuerpos de sílice, de aguijones y ganchos, de perforaciones y la forma de las células epidérmicas. En ninguna de las especies estudiadas se observaron estomas. El análisis de *Axonopus* sugiere que las características micromorfológicas y anatómicas tienen un gran potencial para servir como marcadores filogenéticos a nivel específico.

Palabras clave. Anatomía de gramíneas, Morfología de gramíneas, Antecio superior, *Axonopus*, Paniceae.

ABSTRACT

Micromorphological and anatomical features of the upper anthecium were investigated in the genus *Axonopus* using scanning electron microscopy (SEM). Forty species, which included representantives of all infrageneric categories of *Axonopus*, were studied. The form, colour, texture, ornamentation, callus, and the germination lid of the upper anthecium were studied. The presence and type of papillae, bicellular microhairs, unicellular macrohairs, silica bodies, prickles and hooks, perforations, and form of epidermic cells were investigated. The occurrence of stomata was not verified. The analysis of *Axonopus* suggests that micromorphological and anatomical characters have the potential to serve as phylogenetic markers at the specific level.

Key words. *Axonopus*, Grass anatomy, Grass morphology, Paniceae, Upper anthecium.

---

[1] Esta contribución forma parte de la tesis doctoral del autor, adelantada en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Buenos Aires, Argentina).

INTRODUCCIÓN

La morfología y el ornamento del antecio superior han sido destacados como uno de los caracteres más importantes a nivel genérico y específico dentro de la tribu Paniceae, pues revela importantes datos para la clasificación dentro de la tribu y a nivel subgenérico (Chase 1911, Hsu 1965, Clark & Gould 1975, Rost & Simper 1975, Johnston & Watson 1981, Shaw & Smeins 1979, 1981, Shaw & Webster 1983, Renvoize & Zuloaga 1984, Zuloaga & Soderstrom 1985, Thompson & Estes 1986, Zuloaga 1985, 1987a, 1987b, Zuloaga *et al*. 1986, 1987, 1989, 1992, 1998, Arriaga 1987, Webster 1988a, 1988b, 1992, Zuloaga & Sendulsky 1988, Morrone & Zuloaga 1991a, 1992, Filgueiras *et al.* 1993a, 1993b, Morrone *et al*. 1993, 1996, 1998, Cialdella *et al*. 1995, Zuloaga & Morrone 1996, Giraldo-Cañas 2000a, 2001a, 2002a, 2002b). El antecio se define como la casilla floral formada por la lemma y la pálea, dentro de la cual se halla una única flor (McClure & Soderstrom 1972, citando a Parodi 1955) y su función consiste en proteger la flor y fundamentalmente la formación de la cariopsis (Cialdella & Vega 1996).

A pesar de la importancia del antecio, los estudios descriptivos de las características micromorfológicas de las gramíneas se han enfocado principalmente en la superficie de la lámina foliar (Metcalfe 1960, Hsu 1965, Türpe 1966, Prat & Vignal 1968, Ellis 1979, Palmer & Tucker 1981, 1983, Shaw & Smeins 1981, Sánchez 1984, Redmann 1985, Thompson & Estes 1986, Renvoize 1987, Dávila & Clark 1990, Zucol 1996, 1998, Aliscioni & Arriaga 1998, Cialdella & Arriaga 1998, Krishnan *et al.* 2000, Giraldo-Cañas 2001b) y, en menor medida se han enfocado en el estudio del callo (Shaw & Smeins 1979, Terrell *et al*. 1983, Thomasson 1985, Thompson *et al.* 1990, Wang & Henwood 1999), de las glumas (Giraldo-Cañas 2000a, véase Snow 1996 para otras referencias), de las lemmas (Hsu 1965, Barkworth & Everet 1987, Valdés-Reyna & Hatch 1991, De La Fuente & Ortúñez 1996, Snow 1996, Acedo & Llamas, 2001), de las lodículas (Hsu 1965, Jirásek & Jozífová 1968) y de las páleas (Núñez 1968, Consaul & Aiken 1993, Wang & Henwood 1999, Acedo & Llamas, 2001).

No obstante, en los últimos años, el estudio del antecio en su conjunto ha tomado mucha importancia, lo que se ve reflejado en el incremento de las publicaciones (Clark & Gould 1975, Rost & Simper 1975, Thomasson 1980, 1985, Johnston & Watson 1981, Shaw & Smeins 1979, 1981, Shaw & Webster 1983, Terrell *et al*. 1983, Renvoize & Zuloaga 1984, Zuloaga & Soderstrom 1985, Thompson & Estes 1986, Zuloaga 1985, 1987a, 1987b, Zuloaga *et al.* 1986, 1987, 1989, 1992, 1998, Arriaga 1987, Zuloaga & Sendulsky 1988, Soderstrom & Zuloaga 1989, Morrone & Zuloaga 1991a, 1992, Filgueiras *et al.* 1993a, 1993b, Morrone *et al.* 1993, 1996, 1998, Cialdella *et al.* 1995, Zuloaga & Morrone 1996, Cialdella & Arriaga 1998, Giraldo-Cañas 2000a, 2001a, 2002a). A pesar de esto, la aplicación filogenética de los caracteres micromorfológicos ha sido muy poco empleada en agrostología (Snow 1996).

Dentro de este contexto se emprendió este trabajo, el cual tiene como finalidad contribuir al conocimiento de la micromorfología y anatomía del antecio superior en la tribu Paniceae, toda vez que el género *Axonopus* P. Beauv. no ha sido objeto de un estudio de estas características, a pesar de ser, junto con *Digitaria* Haller, *Panicum* L., *Paspalum* L. y *Setaria* P. Beauv., uno de los cinco géneros más diversos de esta tribu. También se pretende identificar nuevos caracteres que ayuden en la determinación de las especies y aportar elementos para el esclarecimiento de las especies dudosas o críticas. Este trabajo es una entrega más de los estudios morfológicos y anatómicos del género (véanse Giraldo-Cañas 2000a, 2000b, 2001a, 2001b, 2002a). El presente aporte es parte de la tesis doctoral del autor, adelantada en la Universidad Nacional de La Plata (Buenos Aires, Argentina).

METODOLOGÍA

La definición de antecio superior está basada en McClure & Soderstrom (1972) y Zuloaga & Soderstrom (1985). Se sigue a Ellis (1979) para la terminología de las estructuras anatómicas, excepto en lo que tiene que ver con los microfitolitos, siguiéndose en este caso a Zucol (1996, 1998) y para referirse en forma conjunta a los aguijones y ganchos, se empleó el término *asperezas*, acuñado por Aliscioni & Arriaga (1998), puesto que la distinción entre estas dos estructuras es arbitraria (Snow 1996). Además, Metcalfe (1960) sugirió que los aguijones son homólogos con los ganchos. Este estudio está enfocado principalmente en la presencia o ausencia de caracteres y así, no se hizo hincapié en la medida de la variación cuantitativa de los mismos.

Se consultaron colecciones de los herbarios AAU, AS, BAA, CEPEC, COAH, COL, CTES, F, FMB, G, HPUJ, HUA, IBGE, INPA, JAUM, K, LIL, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MICH, MO, NY, P, R, SI, U, US, VEN y XAL. Se estudiaron representantes de todas las categorías infragenéricas propuestas para el género (véase el Anexo 1).

Las muestras de los antecios superiores maduros se obtuvieron de material seco de herbario. Éstas se sometieron a una limpieza previa a la metalización con xileno y ultrasonido por espacio de 15 minutos, con el fin de remover ceras e impurezas. Luego se secaron a temperatura ambiente durante ocho horas. Posteriormente, las muestras se metalizaron con una aleación de oro-paladio en un metalizador BALTEC, modelo SCD-050, y las observaciones se llevaron a cabo en un microscopio electrónico de barrido (MEB) Zeiss DSM-940A, perteneciente al Instituto de Botánica Darwinion de la República Argentina. Véanse Giraldo-Cañas (1998, 1999a, 1999b, 2000a, 2000b, 2000c, 2001a, 2001b, 2002a) para una mayor información taxonómica, morfológica y ecológica del género *Axonopus*.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Forma, color y textura. El antecio superior del género *Axonopus* varía de elipsoide a ovoide, de ápice comúnmente obtuso, raramente agudo [*A. brasiliensiis* (Spreng.) Kuhlm., *A. eminens* (Nees) G. A. Black, *A. herzogii* (Hack.) Hitchc., *A. schultesii* G. A. Black, *A. siccus* (Nees) Kuhlm. y *A. triglochinoides* (Mez) Dedecca], y es tan largo como la espiguilla o más corto que ésta. El color del antecio superior es muy importante a nivel infragenérico, pues es un valioso carácter diagnóstico, que combinado con la naturaleza del indumento del raquis y de las espiguillas, definen las secciones y series. Así, tenemos que el color va de pajizo (*Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Axonopus*, *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Barbigeri* G. A. Black, *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Capillares* G. A. Black y *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Fastigiati* G. A. Black y *Axonopus* sect. *Senescentia* Giraldo-Cañas) a castaño (*Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Suffulti* G. A. Black) o negruzco [*Axonopus* sect. *Cabrera* (Lag.) Chase y *Axonopus* sect. *Lappagopsis* (Steud.) Chase]. Su textura va de crustácea a coriácea, raramente membranáceae [*A. caulescens* (Mez) Henrard].

La superficie abaxial es ligera a fuertemente papilosa (Figs. 1, 2, 3, 4), mientras que la adaxial es lisa, compuesta de células largas rectangulares, dispuestas en hileras longitudinales, más de 3 a 6 veces más largas que anchas, de paredes anticlinales longitudinales onduladas. La lemma posee los márgenes enrollados sobre la pálea, cubriendo ca. 1/3 parte de ésta en todas las especies (excepto en *A. herzogii*, *A. siccus* y en *A. zuloagae* Giraldo-Cañas, en las que cubre ca. 3/5 partes). En la mayoría de las especies estudiadas, la lemma encierra ligeramente el ápice de la pálea, excepto en *A. cuatrecasasii* G. A. Black, *A. herzogii*, *A. siccus*, *A. steyermarkii* Swallen y *A. triglochinoides*, en las cuales la porción distal está completamente cubierta por la lemma (Figs. 4e y 4f).

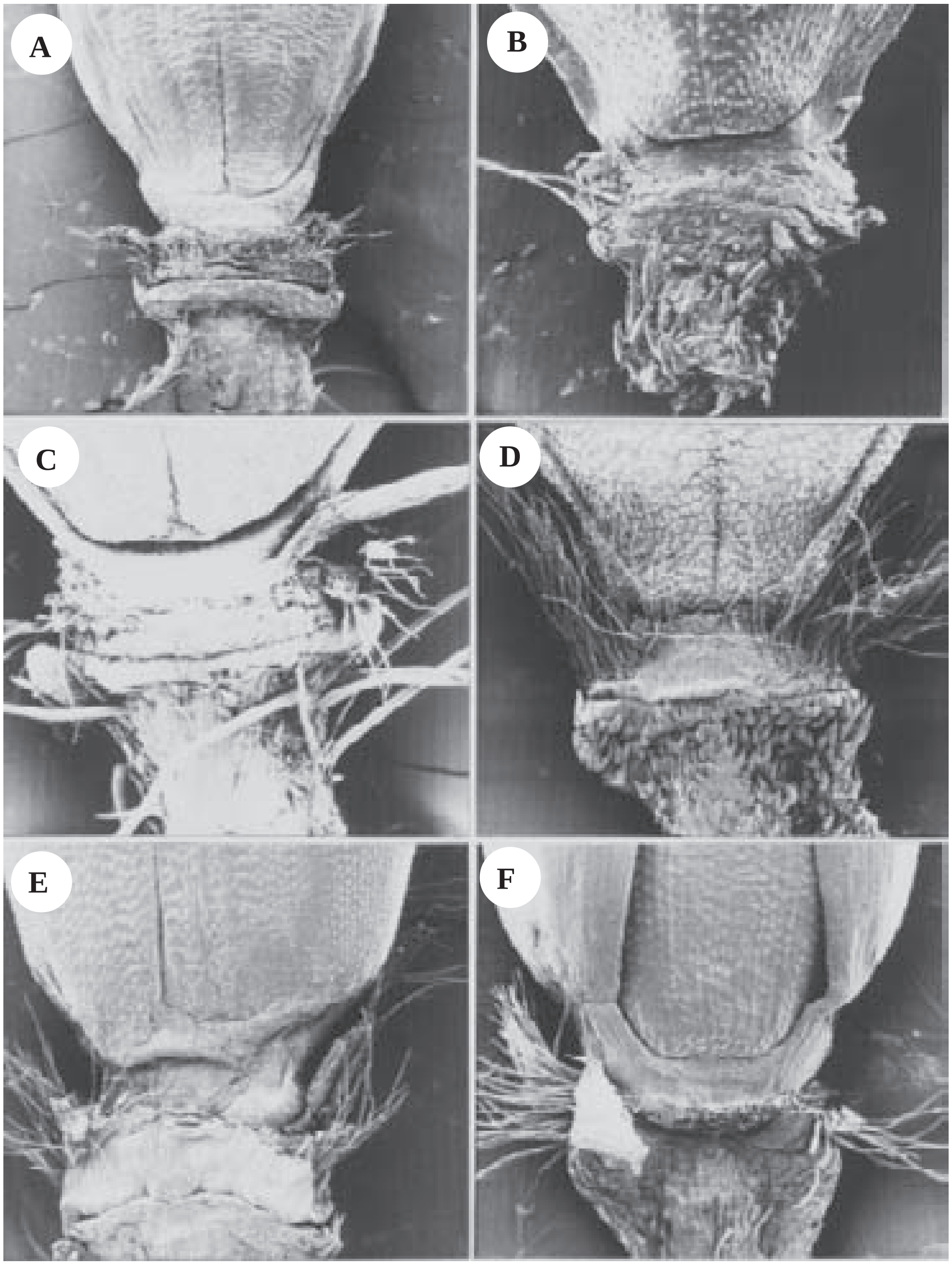

Figura 1. Porción de germinación y vistas generales de la región basal del antecio superior de *Axonopus*. **a**. *A. conduplicatus* (x 100) (*Irwin et al. 23465*, NY), **b**. *A. pennellii* (x 200) (*Saravia 2672*, COL), **c**. *A. suffultiformis* (x 200) (*Steyermark & Bunting 103197*, MO), **d**. *A. equitans* (x 100) (*Soderstrom 1009*, NY), **e**. *A. chimantensis* (x 100) (*Huber & Steyermark 7043*, MO), **f**. *A. siccus* (x 200) (*Giraldo-Cañas & Biganzoli 2803*, SI). Todas las microfotografías están tomadas del lado de la lemma superior, excepto la «f «, la cual está tomada del lado de la pálea superior. Nótese además, la porción distal de los pedicelos.

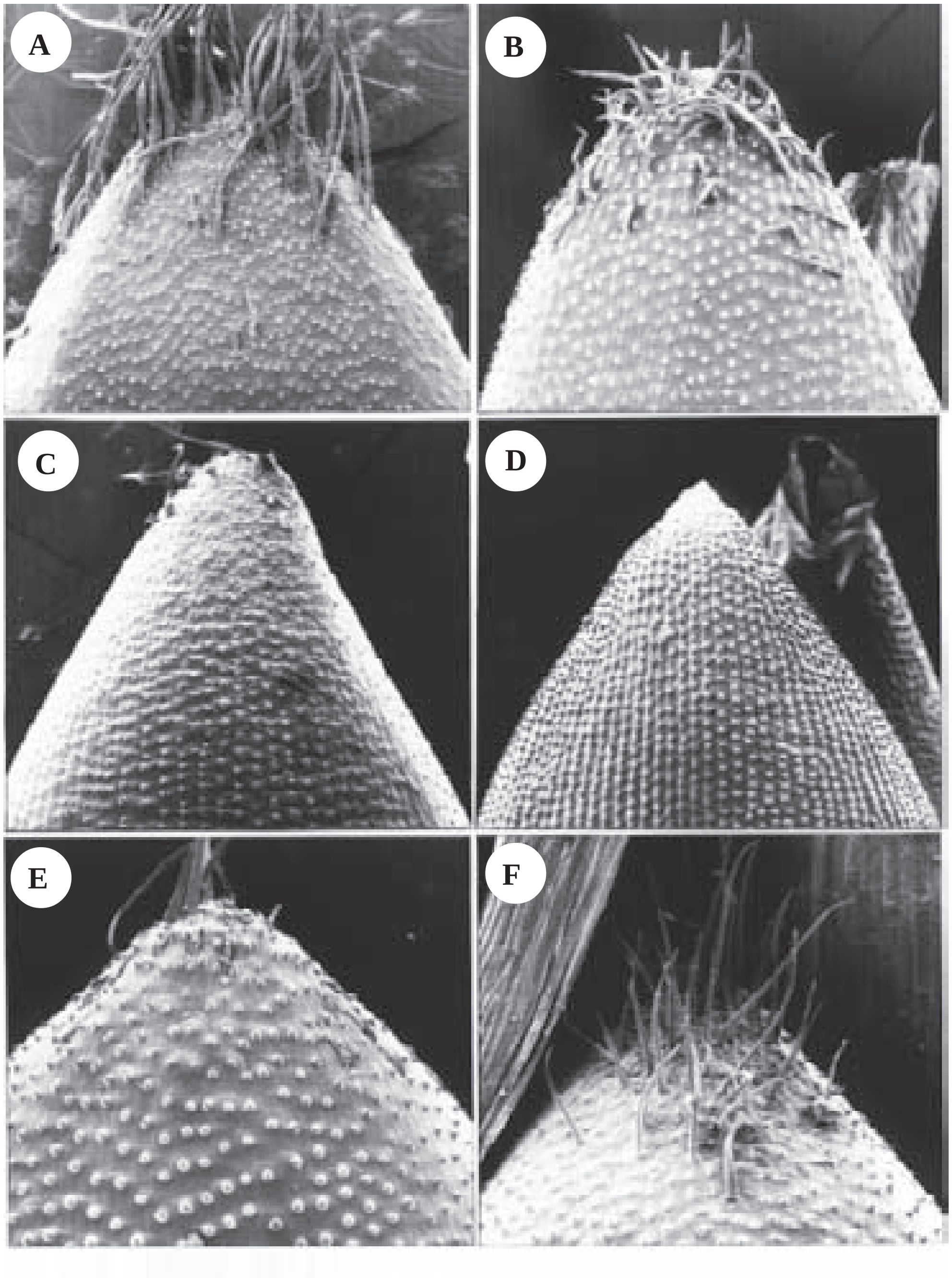

Figura 2. Vistas generales de la región distal del antecio superior de *Axonopus*, del lado de la lemma superior. **a**. *A. caulescens* (x 200) (*Huber 9707*, MO), **b**. *A. chimantensis* (x 200) (*Huber & Steyermark 7043*, MO), **c**. *A. conduplicatus* (x 200) (*Irwin et al. 23465*, NY), **d**. *A. eminens* (x 200) (*Mori et al. 16638*, CEPEC), **e**. *A. equitans* (x 200) (*Soderstrom 1009*, NY), **f**. *A. hitchcockii* (x 200) (*Hitchcock 17114*, MO).

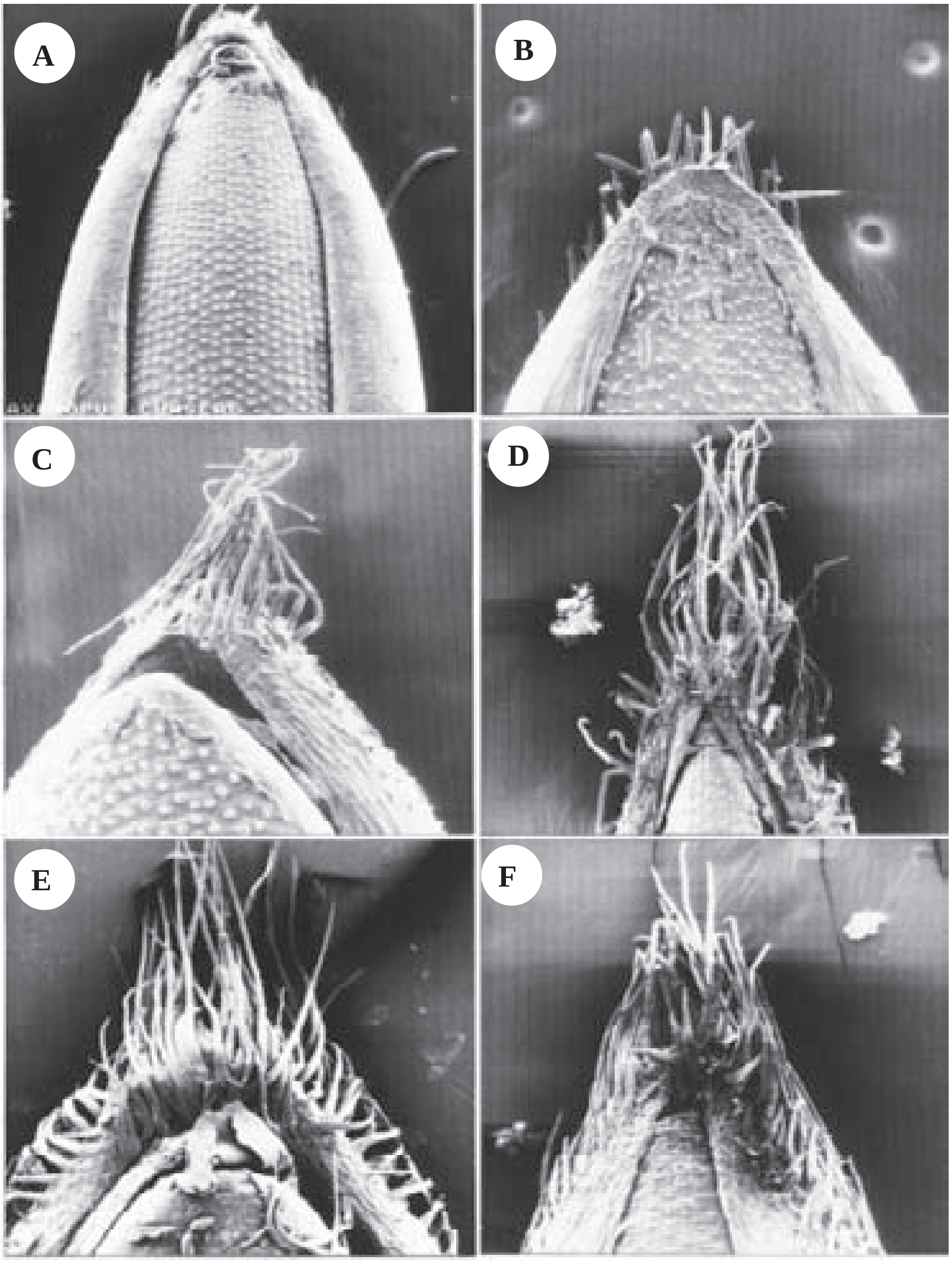

Figura 3. Vistas generales de la región distal del antecio superior de *Axonopus*, del lado de la pálea superior. **a**. *A. chaseae* (x 100) (*Davidse et al. 12220a*, MO), **b**. *A. purpusii* (x 200) (*Giraldo-Cañas & López 2578*, COAH), **c**. *A. senescens* (x 200) (*Blydenstein & Saravia 1098*, COL), **d**. *A. triglochinoides* (x 200) (*Davidse 16826*, MO), **e**. *A. villosus* (x 200) (*Maguire et al. 30148*, NY), **f**. *A. zuloagae* (x 200) (*Giraldo-Cañas & López 2588*, COAH). Nótese en c, d, e y f que los macropelos sólo se originan en el extremo distal de la lemma superior.

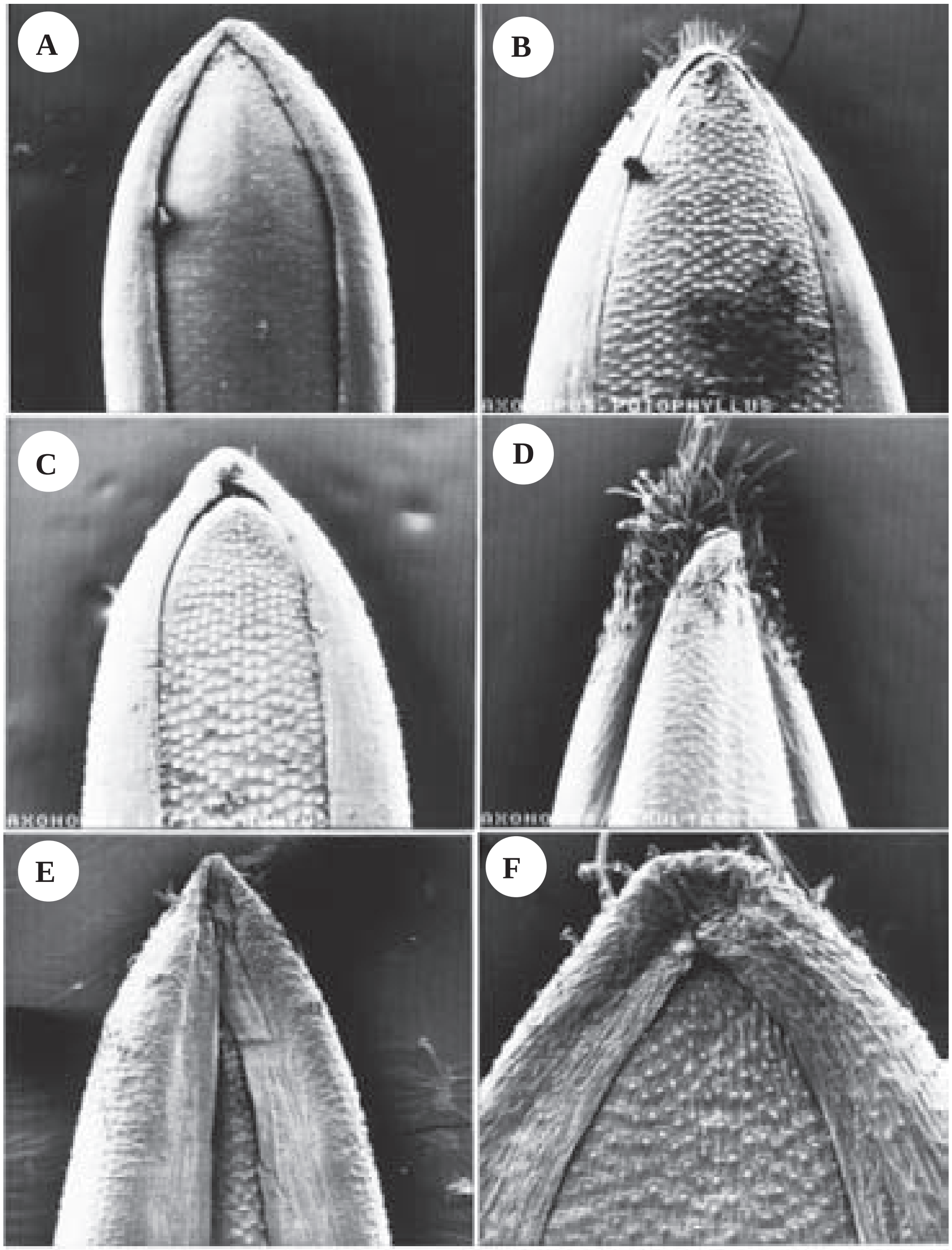

Figura 4. Vistas generales de la región distal del antecio superior de *Axonopus*, del lado de la pálea superior. **a**. *A. aureus*, nótese el aspecto casi liso de la epidermis de la pálea superior (x 100) (*Giraldo-Cañas & López 2591*, COAH), **b**. *A. poiophyllus*, nótese el aspecto rugoso de la epidermis de la pálea superior conferido por la abundancia y el tamaño de las papilas (x 100) (*Archer 1250*, US), **c**. *A. leptostachyus* (x 100) (*Hermann 10950*, US), **d**. *A. schultesii* (x 100) (*Giraldo-Cañas & López 2551*, COAH), **e**. *A. siccus*, nótese en esta especie que la lemma superior cubre gran parte de la pálea superior (x 200) (*Giraldo-Cañas & Biganzoli 2803*, SI), **f**. *A. steyermarkii*, nótese que el extremo distal de la pálea superior está completamente encerrado por la lemma superior (x 200) (*Liesner 17607*, MO).

En la región proximal de la lemma se halla diferenciada la porción de germinación, lugar por donde emerge la raíz embrionaria (Rost & Simper 1975, Johnston & Watson 1981, Shaw & Smeins 1981). La porción de germinación observada en las especies de *Axonopus* corresponde a la forma típica encontrada en las Paniceae (Rost & Simper 1975, Johnston & Watson 1981). La línea de ruptura es conspicua y semilunar (Fig. 1). En sólo cuatro especies se observó una ligera depresión en la porción proximal de la lemma superior (*A. conduplicatus* G. A. Black, *A. scoparius* (Flüggé) Kuhlm., *A. siccus* y *A. villosus* Swallen, Fig. 1f), similar a la que presenta *Ichnanthus lanceolatus* Scribn. & Smith (Shaw & Webster 1983). Por otra parte, el callo, que es la unión de la raquilla con el antecio superior (Morrone & Zuloaga 1992), es horizontal y de contorno circular, salvo en *A. chimantensis* Davidse y *A. fastigiatus* (Nees) Kuhlm., en las que el contorno del callo es semilunar (Fig. 1e). En ninguna de las especies estudiadas se observó *espolón* (prolongación endurecida de la base de la lemma, véase Morrone & Zuloaga 1992).

Ornamento. La epidermis abaxial de la lemma y de la pálea posee papilas, cuerpos de sílice, raramente presenta asperezas marginales, y puede ser glabra o presentar micropelos y/o macropelos. Las células largas, tanto de la lemma como de la pálea, son rectangulares, más de 3 a 6 veces más largas que anchas, de paredes anticlinales longitudinales onduladas a marcadamente sinuosas, con 1-4 papilas por célula (Figs. 5a, 7b, 7c, 9b, 9f). Las papilas son simples, de tamaño variable, numerosas a muy numerosas y están dispuestas regularmente en hileras longitudinales sobre toda la superficie de la lemma y de la pálea (Fig. 5). En todas las especies las papilas presentan su porción distal aguda a redondeada, excepto en *A. eminens*, en la que las papilas son chatitas (Fig. 5a). Por su parte, *A. compressus* (Sw.) P. Beauv., *A. scoparius* y *A. suffultiformis* G. A. Black son las únicas especies en presentar papilas con su porción apical curva en dirección distal (Fig. 5d). Las especies de *Axonopus* sect. *Cabrera* y las de *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Suffulti* (*A. cuatrecasasii*, *A. flabelliformis* Swallen, *A. pennellii* G. A. Black) y *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Capillares* [*A. capillaris* (Lam.) Chase] presentan las papilas más pequeñas de todas las observadas en el género, especies en las que la superficie del antecio superior exhibe un patrón casi liso (Fig. 4a). Véase la Tabla 1 para la distribución de los caracteres micromorfológicos y anatómicos del antecio superior para cada una de las 40 especies consideradas.

Los cuerpos de sílice presentan formas variadas, observándose 3 tipos: 1. Halteriformes de centro corto y final convexo (presentes en todas las especies), 2. En cruz delgada [sólo observados en *A. anceps* (Mez) Hitchc., *A. herzogii*, *A. triglochinoides* y *A. zuloagae*] y 3. Circulares a redondeados [sólo observados en *A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase, *A. pennellii*, *A. villosus* y *A. zuloagae*]. Éstos son escasos a muy escasos, raramente abundantes (*A. pennellii*, *A. schultesii*), exfoliados y se localizan en la porción distal de la lemma y de la pálea (Fig. 6). Los dos primeros tipos corresponden a la clase Panicoide, mientras que el tercer tipo (circulares a redondeados) corresponde a la clase Pooide (Zucol, 1996). Zucol (1998) y Giraldo-Cañas (2001b) encontraron en la lámina foliar de varias especies de *Panicum* y de *Axonopus*, una alta frecuencia de los cuerpos de sílice de la clase Panicoide y una baja frecuencia de los de la clase Pooide, lo que concuerda con las observaciones aquí presentadas para el antecio superior.

En ninguna de las especies estudiadas se observaron cuerpos de sílice halteriformes complejos (como los hallados en algunas láminas foliares de *Axonopus*, Giraldo-Cañas

2001b), aunque éstos son poco frecuentes en los antecios superiores de las Paniceae, según la amplia bibliografía consultada, en la que sólo encontré un registro de este tipo de cuerpos de sílice en la especie *Homolepis isocalycia* (Meyer) Chase (Zuloaga & Soderstrom 1985: 25). En la mayoría de las Paniceae, los cuerpos de sílice se localizan en la porción distal del antecio superior, tanto en la lemma como en la pálea (Hsu 1965). Algunas excepciones son comentadas por Morrone *et al.* (1996) para las especies *Paspalum longicuspe* Nash y *P. repens* Berg., en las que los cuerpos de sílice están distribuidos sobre toda la superficie de la lemma y pálea superiores. Según Snow (1996), la presencia de cuerpos de sílice en la lemma es probablemente un carácter simplesiomórfico, toda vez que la lemma es homóloga a la hoja.

Los micropelos pueden estar presentes o ausentes, cuando presentes éstos son bicelulares, fusiformes, escasos a muy escasos y se localizan principalmente hacia la porción apical de la lemma y de la pálea en dirección distal, distribuidos irregularmente. Sus células distal y basal son colapsadas, de paredes delgadas; la célula distal es de ápice ligeramente agudo a redondeado (Fig. 7a, 7b, 7d). Estos micropelos corresponden al tipo panicoide, donde la célula basal es más corta que la distal (Ellis 1979, Shaw & Smeins 1981, Thompson & Estes 1986, Snow 1996). Los micropelos no fueron observados en *A. anceps, A. centralis* Chase, *A. chimantensis, A. conduplicatus, A. eminens* y en *A. suffultiformis.*

Los macropelos, al igual que los micropelos, pueden estar presentes o ausentes, cuando presentes son unicelulares, simples (no glandulares, no de base tuberculada) (Figs. 8 y 9), de paredes engrosadas, contortes o rectos, de diferente longitud, escasos a muy numerosos, en este último caso constituyendo un penacho distal: *A. anceps, A. casiquirensis* Davidse, *A. caulescens, A. centralis, A. chaseae* G. A. Black, *A. chimantensis, A. comans* (Trin.) Kuhlm., *A. equitans* Hitchc., *A. fastigiatus, A. herzogii, A. hitchcockii* G. A. Black, *A. marginatus* (Trin.) Chase, *A. piccae* Giraldo-Cañas, *A. poiophyllus* Chase, *A. pubivaginatus* Henrard, *A. purpusii* (Mez) Chase, *A. senescens* (Döll) Henrard, *A. schultesii, A. scoparius, A. surinamensis* (Steud.) Henrard, *A. triglochinoides, A. villosus* y *A. zuloagae* (Fig. 8). Los macropelos (que no constituyen penachos) se ubican hacia el ápice de la lemma (*A. compressus, A. conduplicatus, A. eminens, A. fissifolius* (Raddi) Kuhlm., *A. leptostachyus* (Flüggé) Hitchc., *A. siccus, A. steyermarkii* y *A. suffultiformis*) (Figs. 3c, 3d, 3e y 3f).

Raramente los macropelos se encuentran en lemma y pálea, característica que sólo fue observada en las especies *A. brasiliensis, A. chaseae, A. piccae, A. purpusii, A. schultesii* y *A. villosus* (Figs. 3a, 3b). Todas las especies de *Axonopus* sect. *Cabrera* y las de *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Suffulti* (*A. cuatrecasasii, A. flabelliformis, A. magallanesiae* Giraldo-Cañas, *A. pennellii*) y *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Capillares* (*A. capillaris*) carecen de macropelos, al igual que *A. morronei* Giraldo-Cañas (*Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Axonopus*). Como se mencionó anteriormente, los macropelos cuando presentes en *Axonopus*, se ubican en la porción distal de la lemma, característica que es compartida con la mayoría de los taxones de Paniceae que presentan este tipo de pelos. Una excepción al respecto es encontrada en las especies de las secciones *Parviglumia*, *Discrepantia* y *Parvifolia* de *Panicum* (Zuloaga 1985, 1987a, Davidse & Zuloaga 1991, y observaciones personales), en las que los macropelos se distribuyen en toda la superficie del antecio superior.

Las asperezas sólo fueron observadas en los márgenes de la lemma superior de *A.*

Tabla 1. Distribución de caracteres micromorfológicos y anatómicos en el antecio superior de 40 especies del género neotropical *Axonopus* P. Beauv. Abreviaturas: X: presente; -: ausente; CS: cuerpos de sílice (Ha: halteriformes de centro corto y final convexo; Cd: cruz delgada; Cr: circulares a redondos); PS: papilas simples (porción distal, Ar: aguda a redondeada, Ch: chata, Cu: curva); MB: micropelos bicelulares; MU: macropelos unicelulares simples (*: en lemma y pálea); PD: penacho distal; AS: asperezas marginales (aguijones y ganchos); PE: perforaciones distales. (1): *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Axonopus*; (2): *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Barbigeri* G. A. Black; (3): *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Capillares* G. A. Black; (4): *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Fastigiati* G. A. Black; (5): *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Suffulti* G. A. Black; (6): *Axonopus* sect. *Cabrera* (Lag.) Chase, (7): *Axonopus* sect. *Lappagopsis* (Steud.) Chase y (8): *Axonopus* sect. *Senescentia* Giraldo-Cañas. En todas las especies examinadas, las células largas epidérmicas, tanto de la lemma como de la pálea superiores, son rectangulares con paredes longitudinales onduladas.

ESPECIE	CS	PS	MB	MU	PD	AS	PE
A. centralis Chase (1)	Ha	Ar	-	X	X	-	-
A. compressus (Sw.) P. Beauv. (1)	Ha	Cu	X	X	-	-	-
A. fissifolius (Raddi) Kuhlm. (1)	Ha	Ar	X	X	-	-	-
A. marginatus (Trin.) Chase (1)	Ha	Ar	X	X	X	-	-
A. morronei Giraldo-Cañas (1)	Ha	Ar	X	-	-	-	-
A. poiophyllus Chase (1)	Ha	Ar	X	X	X	-	-
A. purpusii (Mez) Chase (1)	Ha	Ar	X	X*	X	-	-
A. anceps (Mez) Hitchc. (2)	Ha, Cd	Ar	-	X	X	-	-
A. casiquiarensis Davidse (2)	Ha	Ar	X	X	X	-	-
A. caulescens (Mez) Henrard (2)	Ha	Ar	X	X	X	-	-
A. chimantensis Davidse (2)	Ha	Ar	-	X	X	-	-
A. comans (Trin.) Kuhlm. (2)	Ha	Ar	X	X	X	-	-
A. conduplicatus G. A. Black (2)	Ha	Ar	-	X	-	-	-
A. eminens (Nees) G. A. Black (2)	Ha	Ch	-	X	-	-	-
A. equitans Hitchc. (2)	Ha	Ar	X	X	X	-	-
A. hitchcockii G. A. Black (2)	Ha	Ar	X	X	X	-	-
A. leptostachyus (Flüggé) Hitchc. (2)	Ha	Ar	X	X	-	-	-
A. piccae Giraldo-Cañas (2)	Ha	Ar	X	X*	X	-	-
A. pubivaginatus Henrard (2)	Ha	Ar	X	X	X	-	-
A. schultesii G. A. Black (2)	Ha	Ar	X	X*	X	-	-
A. scoparius (Flüggé) Kuhlm. (2)	Ha	Cu	X	X	X	-	-
A. siccus (Nees) Kuhlm. (2)	Ha	Ar	X	X	-	-	-
A. steyermarkii Swallen (2)	Ha	Ar	X	X	-	-	-
A. suffultiformis G. A. Black (2)	Ha	Cu	-	X	-	-	-
A. surinamensis (Steud.) Henrard (2)	Ha	Ar	X	X	X	-	-
A. triglochinoides (Mez) Dedecca (2)	Ha, Cd	Ar	X	X	X	X	-
A. villosus Swallen (2)	Ha, Cr	Ar	X	X*	X	-	-
A. zuloagae Giraldo-Cañas (2)	Ha, Cd, Cr	Ar	X	X	X	-	-
A. capillaris (Lam.) Chase (3)	Ha	Ar	X	-	-	-	-
A. fastigiatus (Nees) Kuhlm. (4)	Ha	Ar	X	X	X	-	-
A. cuatrecasasii G. A. Black (5)	Ha	Ar	X	-	-	-	-
A. flabelliformis Swallen (5)	Ha	Ar	X	-	-	-	-
A. magallanesiae Giraldo-Cañas (5)	Ha	Ar	X	-	-	-	-
A. pennellii G. A. Black (5)	Ha, Cr	Ar	X	-	-	-	-
A. aureus P. Beauv. (6)	Ha	Ar	X	-	-	-	X
A. chrysoblepharis (Lag.) Chase (6)	Ha, Cr	Ar	X	-	-	-	-
A. brasiliensis (Spreng.) Kuhlm. (7)	Ha	Ar	X	X*	-	-	-
A. chaseae G. A. Black (7)	Ha	Ar	X	X*	X	-	-
A. herzogii (Hack.) Hitchc. (7)	Ha, Cd	Ar	X	X	X	-	-
A. senescens (Döll) Henrard (8)	Ha	Ar	X	X	X	-	-

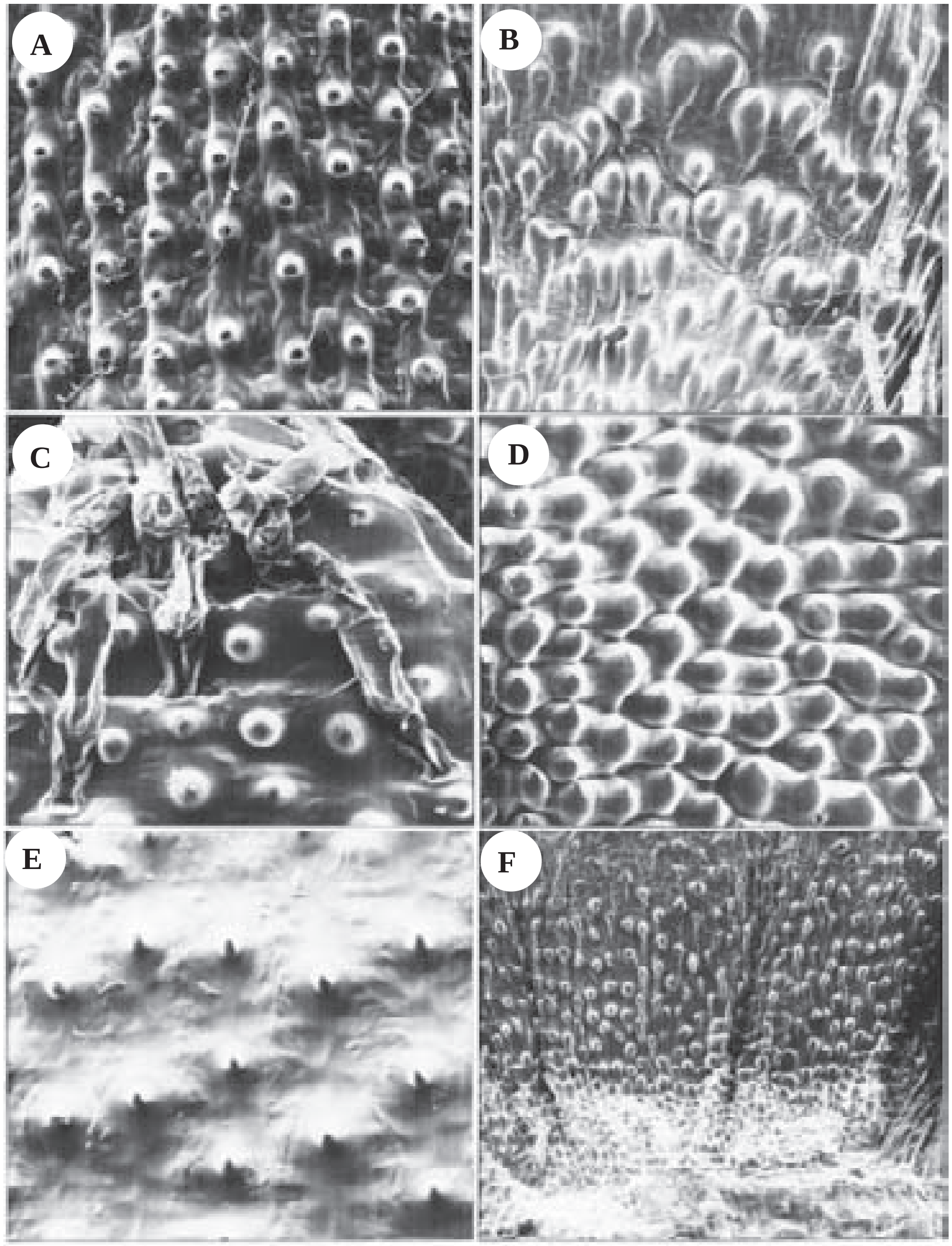

Figura 5. Vistas generales de las papilas del antecio superior de *Axonopus*, del lado de la lemma superior. **a**. *A. eminens*, nótense además de las papilas, las paredes longitudinales onduladas de las células largas rectangulares (x 1000) (*Mori et al. 16638*, CEPEC), **b**. papilas de la porción proximal de la lemma superior de *A. leptostachyus* (x 500) (*Hermann 10950*, US), **c**. papilas de la porción distal de la pálea superior de *A. piccae* (x 1000) (*Davidse & Miller 26620*, COL), **d**. papilas de la porción media de la lemma superior de *A. scoparius* (x 500) (*Fonnegra et al. 585*, HUA), **e**. papilas de la porción media de la lemma superior de *A. suffultiformis* (x 975) (*Steyermark & Bunting 103197*, MO), **f**. papilas de la porción proximal de la lemma superior de *A. triglochinoides* (x 300) (*Davidse 16826*, MO).

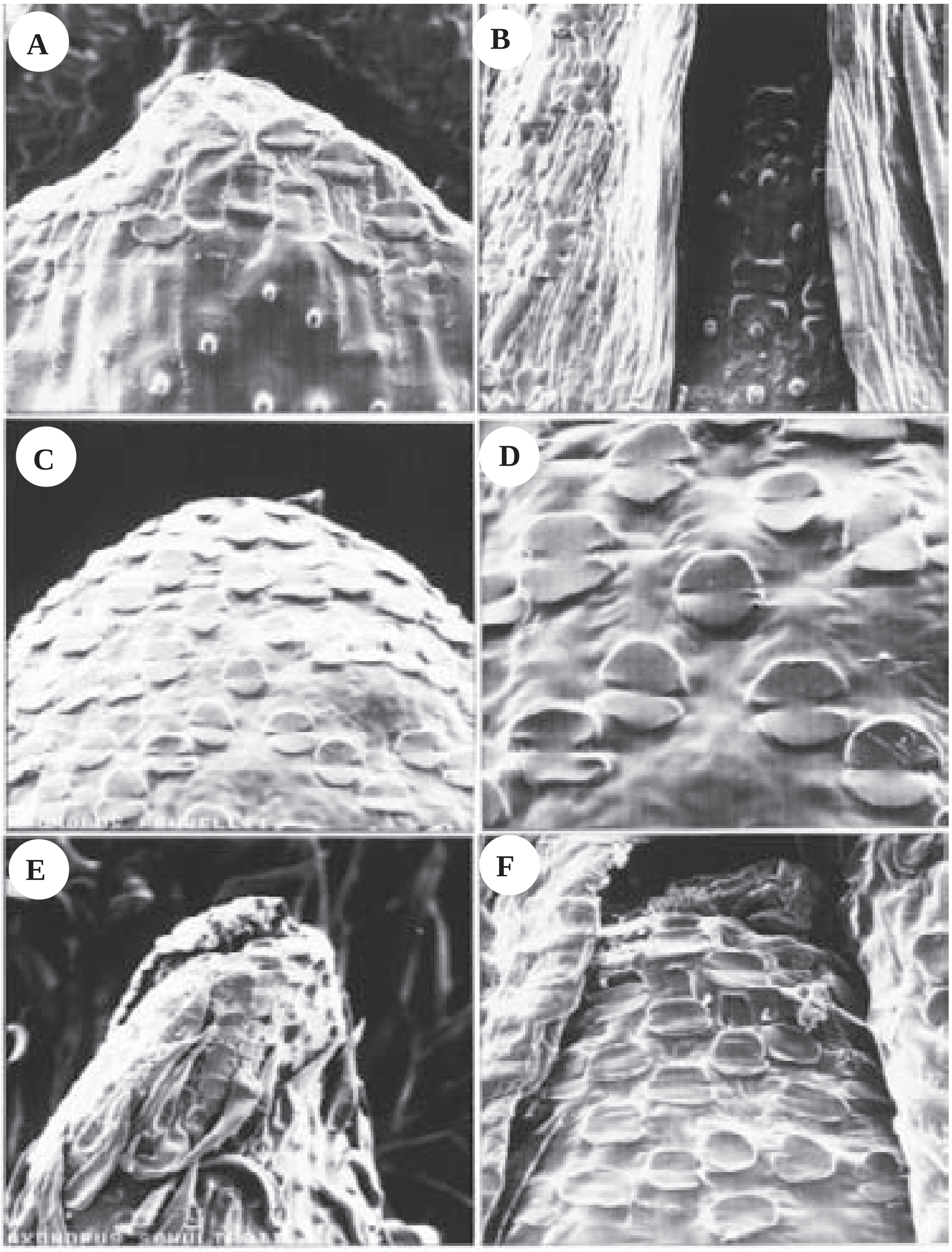

Figura 6. Cuerpos de sílice en el antecio superior de *Axonopus*. **a**. *A. anceps* (x 1000) (*Laegaard & Mayorga 17500*, AAU), **b**. *A. herzogii* (x 1000) (*Daly et al. 2177*, NY), **c**. y **d**. *A. pennellii*, nótese la abundancia de los cuerpos de sílice en esta especie (c. x 1000; d. x 2000) (*Saravia 2672*, COL), **e**. *A. schultesii*, nótense además de los cuerpos de sílice, los macropelos colapsados (x 500) (*Giraldo-Cañas & López 2551*, COAH), **f**. *A. zuloagae* (x 1000) (*Giraldo-Cañas & López 2588*, COAH). a, b, e y f del lado de la pálea superior; c y d del lado de la lemma superior.

triglochinoides (Figs. 7e, 7f). Por último, en *A. aureus* P. Beauv. se observaron 2-5 perforaciones pequeñas (ca. 4.8 µm de diámetro) en el extremo distal de la lemma superior (Fig. 7d), pero su naturaleza es desconocida. Quizás correspondan a orificios dejados por los micropelos al desprenderse, es lo más seguro.

Todas las estructuras micromorfológicas antes comentadas, pueden acumular sílice (observaciones personales), excepto los micropelos bicelulares, en los que nunca se advirtió la presencia de sílice. Estas observaciones coinciden con lo expuesto por Snow (1996), quien también resalta que los micropelos no acumulan sílice.

A pesar de haber realizado muchas observaciones en especímenes de 40 especies (Anexo 1), en *Axonopus* nunca observé aparatos estomáticos en los antecios superiores, característica hallada con cierta frecuencia en otros géneros de la tribu Paniceae. Es así como varios investigadores observaron aparatos estomáticos en varios miembros de Paniceae: subgénero *Dichanthelium* de *Panicum* (Clark & Gould 1975), *Eriochloa* Kunth (Shaw & Smeins 1981), *Ichnanthus* P. Beauv. (Shaw & Webster 1983), grupo *Lorea* de *Panicum* (Renvoize & Zuloaga 1984), *Ichnanthus grandifolius* (Döll) Zuloaga & Soderstrom, *Panicum aristellum* Döll, *Tatianyx arnacites* (Trin.) Zuloaga & Soderstrom (Zuloaga & Soderstrom 1985), *Acroceras zizanioides* (Kunth) Dandy (Zuloaga *et al.* 1987), sección *Stolonifera* de *Panicum* (Zuloaga & Sendulsky 1988), *Panicum sabulorum* Lam. (Morrone & Zuloaga 1991b), sección *Laxa* de *Panicum* (Zuloaga *et al.* 1992) y en *Brachiaria* (Trin.) Griseb. y *Urochloa* P. Beauv. (Morrone & Zuloaga 1992). En *Digitaria* se observan estomas en el extremo distal de la lemma superior (Giraldo-Cañas, 2002b).

Con respecto a la presencia de aparatos estomáticos en el antecio superior de las Paniceae, Shaw & Webster [1983, citando a Shaw & Gould (1979)] comentan que este carácter es más común en las Paniceae C_3; quizás por esto su presencia no fue advertida en miembros de *Axonopus*, género C_4. Por su parte, Snow (1996) encontró en *Leptochloa* P. Beauv. y géneros relacionados de la subtribu Eleusininae (Poaceae: Eragrostideae) que los estomas se presentan raramente en las lemmas, considerando su presencia como una anormalidad. La presencia de estomas en las lemmas puede ser también un carácter simplesiomórfico, toda vez que las lemmas son homólogas a las hojas (Dr. L. E. Mora-Osejo, com. pers.).

Como pudo apreciarse, el ornamento del antecio superior exhibe una mayor complejidad en la mayoría de los miembros de *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Barbigeri*. Al respecto, Brown (1977, citado por Thompson & Estes 1986) cree que las Paniceae con un antecio superior muy ornamentado son más primitivas que las que presentan un antecio superior poco ornamentado, como es el caso de los representantes de *Axonopus* sect. *Cabrera* y de *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Suffulti*, lo cual coincide con las tendencias evolutivas basadas en la morfología y tipología de la sinflorescencia de *Axonopus* encontradas por Giraldo-Cañas (2000b), en las que los miembros de *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Barbigeri* son los más primitivos del género, mientras que los de *Axonopus* sect. *Cabrera* son los más evolucionados. No obstante, sobre la base de las observaciones llevadas a cabo en el antecio superior, se puede concluir que las características ofrecidas por éste no ayuda a soportar la clasificación infragenérica (secciones y series) de *Axonopus*. Sin embargo, estas características del ornamento son muy valiosas a nivel específico, pues permiten, en la mayoría de los casos, una delimitación de las especies, dada la amplia variación y combinación de caracteres (Tabla 1).

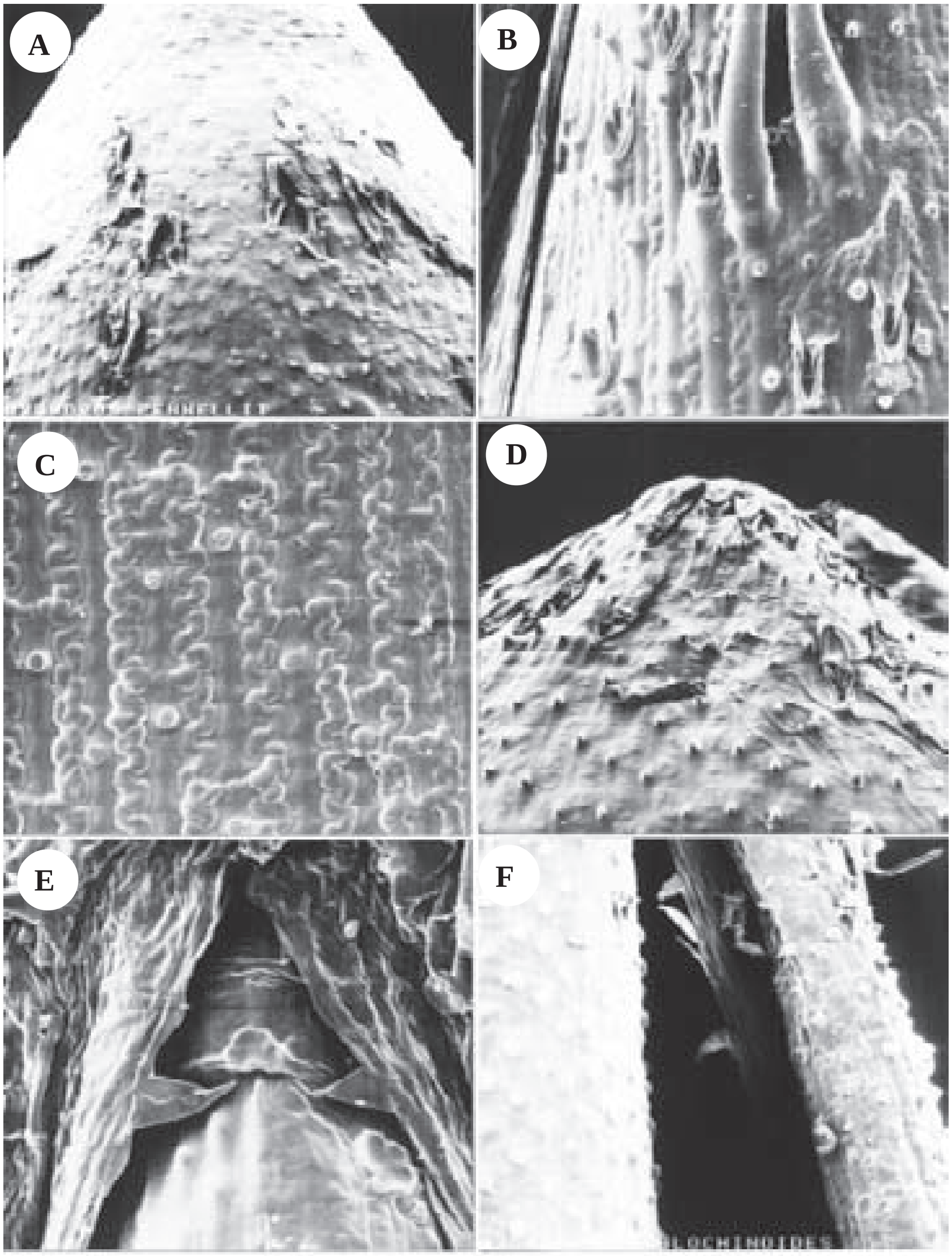

Figura 7. Diversas estructuras en el antecio superior de *Axonopus*. **a**. Distribución de micropelos bicelulares en la porción distal de la lemma superior de *A. pennellii* (x 350) (*Saravia 2672*, COL), **b**. Detalle de los micropelos bicelulares de la lemma superior con las células basal y distal colapsadas, *A. brasiliensis*. Nótense además, las papilas y las paredes longitudinales onduladas de las células largas rectangulares (x 800) (*Calderón et al. 2575*, US), **c**. Vista general de las células largas rectangulares epidérmicas de la lemma superior de *A. brasiliensis* (x 1000) (*Calderón et al. 2575*, US), **d**. Vista general del extremo distal de la lemma superior de *A. aureus*, donde se pueden apreciar los micropelos bicelulares colapsados, papilas y algunas perforaciones (x 500) (*Giraldo-Cañas & López 2591*, COAH), **e** y **f**. Detalle de las asperezas marginales de la lemma superior de *A. triglochinoides* (e. x 500; f. x 1000) (*Davidse 16826*, MO).

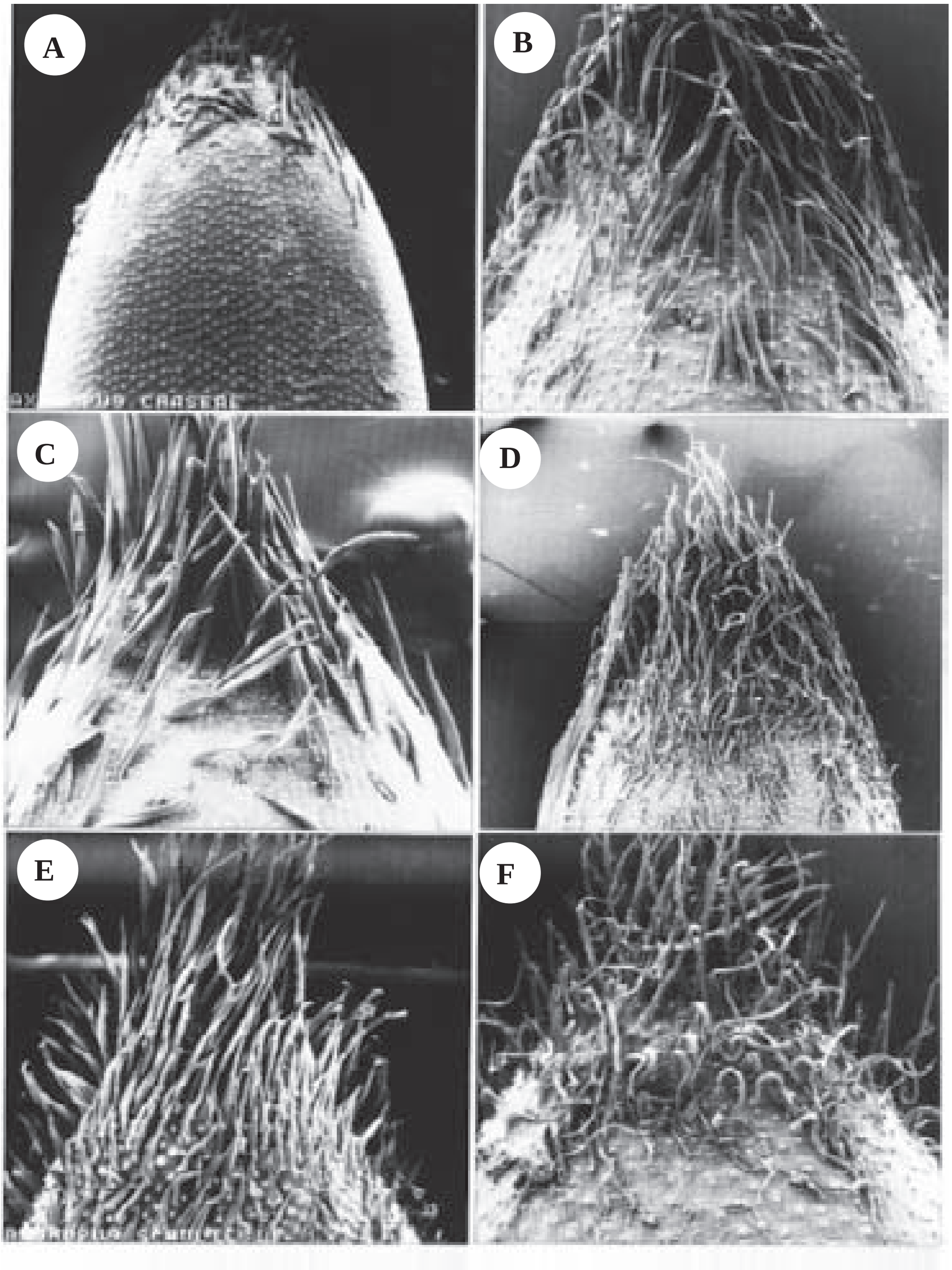

Figura 8. Vistas generales del penacho distal del antecio superior de *Axonopus*, del lado de la lemma superior. **a**. *A. chaseae*, nótese además, la distribución uniforme de las papilas (x 100) (*Davidse et al. 12220a*, MO), **b**. *A. comans* (x 200) (*Irwin et al. 10606*, NY), **c**. *A. marginatus*, en esta especie los macopelos son contortes (x 200) (*Santos 2157*, R), **d**. *A. pubivaginatus* (x 100) (*Lima 53*, COL), **e**. *A. schultesii* (x 200) (*Giraldo-Cañas & López 2551*, COAH), **f**. *A. surinamensis* (x 200) (*Hoock 245*, VEN).

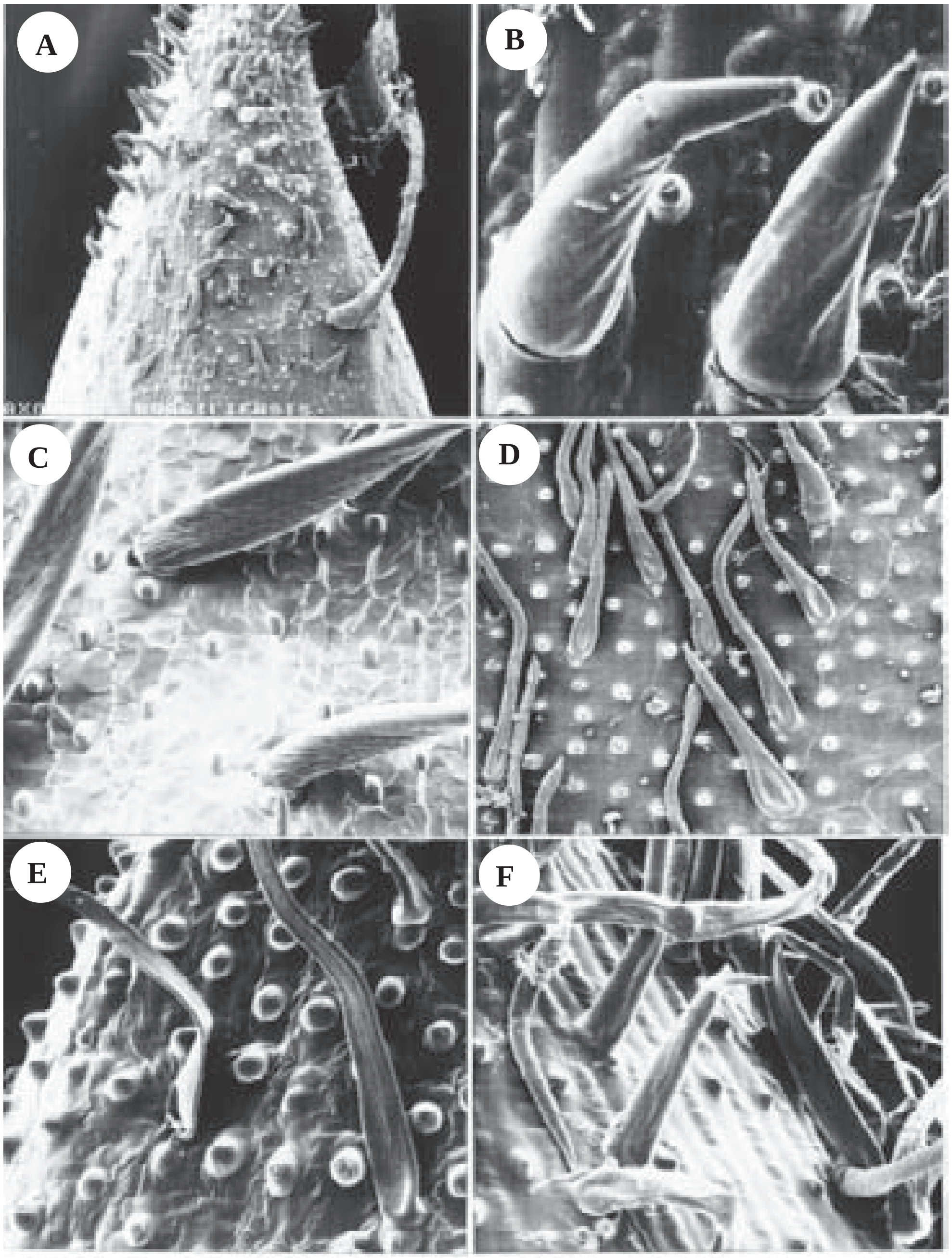

Figura 9. Macropelos en el antecio superior de *Axonopus*, del lado de la lemma superior, porción distal. **a**. Vista general de la distribución de los macropelos en *A. brasiliensis* (x 200) (*Calderón et al. 2575*, US), **b**. Detalle de dos macropelos de *A. brasiliensis*, nótense además, las papilas y las paredes longitudinales onduladas de las células largas rectangulares (x 2000) (*Calderón et al. 2575*, US), **c**. Detalle de macropelos y papilas de *A. marginatus* (x 1000) (*Santos 2157*, R), **d**. Detalle de macropelos de *A. pubivaginatus* (x 500) (*Lima 53*, COL), **e**. Detalle de macropelos colapsados y papilas de *A. triglochinoides* (x 1000) (*Davidse 16826*, MO), **f**. Detalle de macropelos de *A. zuloagae*, nótense además, las papilas y las paredes longitudinales onduladas de las células largas rectangulares (x 1000) (*Giraldo-Cañas & López 2588*, COAH).

Es por esto que los caracteres micromorfológicos ofrecidos por las especies de *Axonopus*, pueden constituir una información muy valiosa a nivel filogenético (Giraldo-Cañas, datos no publ.).

Por su parte, Thompson & Estes (1986) encontraron para varios géneros de Paniceae, que los patrones exhibidos por el antecio superior no garantizan un reconocimiento taxonómico entre éstos, pero si entre especies. Asimismo, la forma del antecio en varios géneros de gramíneas tiene una utilidad taxonómica mínima (Thomasson 1985). Finalmente, es necesario estudiar todas las especies del género (ca. 70) para así documentar y caracterizar toda la variación micromorfológica y anatómica, con lo que se podría establecer con mayor precisión qué caracteres podrían servir como «marcadores» filogenéticos en el género. También se hace necesario un estudio ontogenético para determinar la real naturaleza de los aguijones, ganchos y macropelos, para así determinar si corresponden realmente a estructuras diferentes o simplemente a trayectorias de desarrollo de una estructura en particular (véase Snow 1996).

De acuerdo con las características epidérmicas, tanto de la lemma como de la pálea superiores, *Axonopus* presenta un «dermotipo panicoide» (*sensu* Prat 1960, citado por Zuloaga *et al.* 1989, Metcalf 1960, Shaw & Smeins 1981, Thompson & Estes 1986, Zuloaga & Morrone 1992, Filgueiras *et al.* 1993b), el que se caracteriza por presentar cuerpos de sílice halteriformes, células largas rectangulares de paredes onduladas y por la presencia de micropelos bicelulares del tipo panicoide.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia por todas las facilidades para llevar a cabo los estudios botánicos. Al Instituto de Botánica Darwinion por las facilidades brindadas para el desarrollo del estudio del género *Axonopus*. A la Universidad Nacional de La Plata (Argentina) y a su Facultad de Ciencias Naturales y Museo por toda la colaboración brindada. A los doctores F. Zuloaga y O. Morrone por su grata y enriquecedora dirección de mi tesis doctoral. Al Ing. D. Rodríguez por su valiosa colaboración con el microscopio electrónico de barrido. Al Dr. L. E. Mora-Osejo y dos evaluadores anónimos por sus valiosos comentarios. A mi familia por su apoyo y estímulo constantes. A los curadores de los herbarios visitados por las facilidades brindadas o por el envío de ejemplares.

LITERATURA CITADA

Acedo, C. & F. Llamas. 2001. Variation of micromorphological characters of lemma and palea in the genus *Bromus* (Poaceae). *Ann. Bot. Fenn.* 38: 1-14.

Aliscioni, S. & M. Arriaga. 1998. Estudio histofoliar comparado de las especies de los grupos *Virgata* y *Quadrifaria* del género *Paspalum* L. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Candollea 53: 333-348.

Arriaga, M. 1987. Interpretación del ornamento del antecio de *Eriochloa* (Poaceae). Bol. Soc. Argent. Bot. 25: 131-141.

Barkworth, M. & J. Everet. 1987. Evolution in the Stipeae: identification and relationships of its monophyletic taxa. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 251-264. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.

Chase, A. 1911. Notes on genera of Paniceae, IV. Proc. Biol. Soc. Washington 24: 103-160.

Cialdella, A. & M. Arriaga. 1998. Revisión de las especies sudamericanas del género *Piptochaetium* (Poaceae, Pooideae, Stipeae). Darwiniana 36: 107-157.

Cialdella, A., O. Morrone & F. Zuloaga. 1995. Revisión de las especies del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), grupo *Bonplandiana*. Darwiniana 33: 67-95.

Cialdella, A. & A. Vega. 1996. Estudios sobre la variación estructural de las espiguillas en géneros de la tribu Paniceae (Poaceae). Darwiniana 34: 173-182.

Clark, C. & F. Gould. 1975. Some epidermal characteristics of paleas of *Dichantelium*, *Panicum*, and *Echinochloa*. Amer. J. Bot. 62: 743-748.

Consaul, L. & S. Aiken. 1993. Limited taxonomic value of palea intercostal characteristics in North American *Festuca* (Poaceae). Can. J. Bot. 71: 1651-1659.

Davidse, G. & F. Zuloaga. 1991. *Panicum tepuianum* (Poaceae: Paniceae), a new species from Cerro Aracamuni in the Venezuelan Guayana. Novon 1: 191-195.

Dávila, P. & L. Clark. 1990. Scanning electron microscopy survey of leaf epidermis of *Sorghastrum* (Poaceae: Andropogoneae). Amer. J. Bot. 77: 499-511.

De La Fuente, V. & E. Ortúñez. 1996. *Festuca* sección *Schedonorus*, subgénero *Schedonorus* (P. Beauv.) Peterm. en la Península Ibérica. Lazaroa 17: 7-32.

Ellis, R. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. Bothalia 12: 641-671.

Filgueiras, T., G. Davidse & F. Zuloaga. 1993a. *Ophiochloa*, a new endemic serpentine grass genus (Poaceae: Paniceae) from the Brazilian Cerrado vegetation. Novon 3: 360-366.

Filgueiras, T., O. Morrone & F. Zuloaga. 1993b. A new species of *Streptostachys* (Poaceae: Paniceae) from Brazil. Novon 3: 252-257.

Giraldo-Cañas, D. 1998. Nuevas especies de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Amazonia colombiana. Caldasia 20: 87-92.

Giraldo-Cañas, D. 1999a. Una nueva especie de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Guayana de Colombia y Venezuela. Caldasia 21: 132-140.

Giraldo-Cañas, D. 1999b. Nuevas citas de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) para Colombia. Hickenia 3 (14): 47-50.

Giraldo-Cañas, D. 2000a. Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Revista Acad. Colomb. Cienc. 24 (91): 183-191.

Giraldo-Cañas, D. 2000b. Estudios sobre la variación estructural de las sinflorescencias del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): tipología y tendencias evolutivas. Darwiniana 38: 208-219.

Giraldo-Cañas, D. 2000c. Una nueva especie de *Axonopus* (Poaceae: Paniceae) de la Guayana venezolana e inventario del género para Venezuela. Caldasia 22: 237-243.

Giraldo-Cañas, D. 2001a. Sinopsis de la sección *Cabrera* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Revista Acad. Colomb. Cienc. 25 (95): 207-223.

Giraldo-Cañas, D. 2001b. Estudios micromorfológicos y anatómicos en el género neotropical *Axonopus* (Poaceae: Paniceae). I. Epidermis foliar. Caldasia 23: 119-133.

Giraldo-Cañas, D. 2002a. Las especies de la sect. *Lappagopsis* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Revista Acad. Colomb. Cienc. 26 (98): 13-23.

Giraldo-Cañas, D. 2002b. Revisión de las especies del género *Digitaria* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) para Colombia. Informe final de investigación, proyecto código DIB-803674, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D. C.

Hsu, C. 1965. The classification of *Panicum* (Gramineae) and its allies, with special reference to the characters of lodicule, style-base and lemma. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo 9: 43-150.

Jirásek, V. & M. Jozífivá. 1968. Morphology of lodicules, their variability and importance in the taxonomy of the Poaceae family. Bol. Soc. Argent. Bot. 12: 324-349.

Johnston, C. & L. Watson. 1981. Germination flaps in grass lemmas. Phytomorphology 31: 78-85.

Krishnan, S., N. Samson, P. Ravichandran, D. Narasimhan & P. Dayanandan. 2000. Phytoliths of Indian grasses and their potential use in identification. Bot. J. Linnean Soc. 132: 241-252.

McClure, F. & T. Soderstrom. 1972. The agrostological term Anthecium. Taxon 21: 153-154.

Metcalfe, C. 1960. *Anatomy of monocotyledons. I. Gramineae*. Clarendon Press, Oxford.

Morrone, O. & F. Zuloaga. 1991a. Revisión del género *Streptostachys* (Poaceae-Panicoideae), su posición sistemática dentro de la tribu Paniceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 78: 359-376.

Morrone, O. & F. Zuloaga. 1991b. Estudios morfológicos en el subgénero *Dichanthelium* de *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), con especial referencia a *Panicum sabulorum*. Ann. Missouri Bot. Gard. 78: 915-927.

Morrone, O. & F. Zuloaga. 1992. Revisión de las especies sudamericanas de los géneros *Brachiaria* y *Urochloa* (Poaceae: Panocoideae: Paniceae). Darwiniana 31: 43-109.

Morrone, O., T. Filgueiras, F. Zuloaga & J. Dubcovsky. 1993. Revision of *Anthaenantiopsis* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Syst. Bot. 18: 434-453.

Morrone, O., A. Vega & F. Zuloaga. 1996. Revisión de las especies del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), grupo *Dissecta* (s. str.). Candollea 51: 103-138.

Morrone, O., F. Zuloaga, M. Arriaga, R. Pozner & S. Aliscioni. 1998. Revisión sistemática y análisis cladístico del género *Chaetium* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 85: 404-424.

Núñez, O. 1968. El problema de la pálea de *Oryza* L. Bol. Soc. Argent. Bot. 12: 57-97.

Palmer, P. & A. Tucker. 1981. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses, I. Smithsonian Contr. Bot. 49: 1-84.

Palmer, P. & A. Tucker. 1983. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses, II. Smithsonian Contr. Bot. 53: 1-72.

Prat, H. & C. Vignal. 1968. Utilisation des particularités de l'épiderme pour l'identification et la recherche des affinités des graminées. Bol. Soc. Argent. Bot. 12: 155-166.

Redmann, R. 1985. Adaptation of grasses to water stress - leaf rolling and stomate distribution. Ann. Missouri Bot. Gard. 72: 833-842.

Renvoize, S. 1987. A survey of leaf-blade anatomy in grasses XI. Paniceae. Kew Bull. 42: 739-768.

Renvoize, S. & F. Zuloaga. 1984. The genus *Panicum* group *Lorea* (Gramineae). Kew Bull. 39: 185-202.

Rost, T. & D. Simper. 1975. The germination lid: A characteristic of the lemma in the Paniceae. Madroño 23: 68-72.

Soderstrom, T. & F. Zuloaga. 1989. A revisión of the genus *Olyra* and the new segregate genus *Parodiolyra* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). Smithsonian Contr. Bot. 69: 1-79.

Sánchez, E. 1984. Estudios anatómicos en el género *Munroa* (Poaceae, Chloridoideae, Eragrostideae). Darwiniana 25: 43-57.

SHAW, R. & F. SMEINS. 1979. Epidermal characteristics of the callus in *Eriochloa* (Poaceae). Amer. J. Bot. 66: 907-913.

SHAW, R. & F. SMEINS. 1981. Some anatomical and morphological characteristics of North American species of *Eriochloa* (Poaceae: Paniceae). Bot. Gazette 142: 534-544.

SHAW, R. & R. WEBSTER. 1983. Characteristics of the upper anthecia of *Ichnanthus* (Poaceae: Paniceae). Bot. Gazette 144: 363-370.

SNOW, N. 1996. The phylogenetic utility of lemmatal micromorphology in *Leptochloa* s.l. and related genera in subtribe Eleusininae (Poaceae, Chloridoideae, Eragrostideae). Ann. Missouri Bot. Gard. 83: 504-529.

SODERSTROM, T. & F. ZULOAGA. 1989. A revision of the genus *Olyra* and the new segregate genus *Parodiolyra* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). Smithsonian Contr. Bot. 69: 1-79.

TERRELL, E., W. WERGIN & S. RENVOIZE. 1983. Epidermal features of spikelets in *Leersia* (Poaceae). Bull. Torrey Bot. Club 110: 423-434.

THOMASSON, J. 1980. *Paleoeriocoma* (Gramineae, Stipeae) from the Miocene of Nebraska: Taxonomic and phylogenetic significance. Syst. Bot. 5: 233-240.

THOMASSON, J. 1985. Miocene fossil grasses: possible adaptacion in reproductive bracts (lemma and palea). Ann. Missouri Bot. Gard. 72: 843-851.

THOMPSON, R. & J. ESTES. 1986. Anthecial and foliar micromorphology and foliar anatomy of *Brachiaria*. Amer. J. Bot. 73: 398-408.

THOMPSON, R., R. TYRL & J. ESTES. 1990. Comparative anatomy of the spikelet callus of *Eriochloa*, *Brachiaria*, and *Urochloa* (Poaceae: Paniceae: Setariineae). Amer. J. Bot. 77: 1463-1468.

TÜRPE, A. 1966. Histotaxanomía de las especies argentinas del género *Paspalum*. Lilloa 32: 1-272.

VALDÉS-REYNA, J. & S. HATCH. 1991. Lemma micromorphology in the Eragrostideae (Poaceae). Sida 14: 531-549.

WANG, S. & M. HENWOOD. 1999. The taxonomic utility of micromorphological characters in Australian and New Zealand *Elymus* species (Poaceae). Telopea 8: 351-362.

WEBSTER, R. 1988a. Genera of the North American Paniceae (Poaceae: Panicoideae). Syst. Bot. 13: 576-609.

WEBSTER, R. 1988b. Character significance and generic similarities in the Paniceae (Poaceae: Panicoideae). Sida 15: 185-213.

ZUCOL, A. 1996. Microfitolitos de las Poaceae argentinas: I. Microfitolitos foliares de algunas especies del género *Stipa* (Stipeae: Arundinoideae) de la provincia de Entre Ríos. Darwiniana 34: 151-172.

ZUCOL, A. 1998. Microfitolitos de las Poaceae argentinas: II. Microfitolitos foliares de algunas especies del género *Panicum* (Poaceae, Paniceae) de la provincia de Entre Ríos. Darwiniana 36: 29-50.

ZULOAGA, F. 1985. El género *Panicum* (L.) sección *Parviglumia*. Darwiniana 26: 353-369.

ZULOAGA, F. 1987a. Systematics of New World species of *Panicum* (Poaceae: Paniceae). En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 287-306. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.

ZULOAGA, F. 1987b. A revision of *Panicum* subgenus *Panicum* section *Rudgeana* (Poaceae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 74: 463-478.

ZULOAGA, F. & O. MORRONE. 1992. *Panicum mystasipum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), una nueva especie para el Brasil. Iheringia, Sér. Bot. 42: 13-23.

ZULOAGA, F. & O. MORRONE. 1996. Revisión de las especies americanas de *Panicum* sección *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 83: 200-280.

ZULOAGA, F. & T. SENDULSKY. 1988. A revision of *Panicum* subgenus *Phanopyrum* section *Stolonifera* (Poaceae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 420-455.

Zuloaga, F. & T. Soderstrom. 1985. Classification of the outline species of New World *Panicum* (Poaceae: Paniceae). Smithsonian Contr. Bot. 59: 1-63.

Zuloaga, F., R. Ellis & O. Morrone. 1992. A revision of *Panicum* subgenus *Phanopyrum* sect. *Laxa* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 79: 770-818.

Zuloaga, F., O. Morrone & J. Dubcovsky. 1989. Exomorphological, anatomical, and cytological studies in *Panicum validum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): Its systematic position within the genus. Syst. Bot. 14: 220-230.

Zuloaga, F., O. Morrone & A. Sáenz. 1987. Estudio exomorfológico e histofoliar de las especies americanas del género *Acroceras* (Poaceae: Paniceae). Darwiniana 28: 191-217.

Zuloaga, F., O. Morrone, A. Vega & L. Giussani. 1998. Revisión y análisis cladístico de *Steinchisma* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 85: 631-656.

Zuloaga, F., A. Sáenz & O. Morrone. 1986. El género *Panicum* (Poaceae: Paniceae) sect. *Cordovensia*. Darwiniana 27: 403-429.

Recibido: 19/07/2001
Aceptado: 30/11/2001

Anexo 1. Material estudiado del género *Axonopus* P. Beauv., discriminado por secciones y series.

Axonopus sect. *Axonopus*

1. *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Axonopus*. ***A. centralis* Chase**: BRASIL: *Maguire et al. 60040* (NY). COLOMBIA: *Betancur et al. 260* (HUA), *Mora 1310* (COL), *Curran 148* (MO), *Dugand 5817* (COL). PANAMÁ: *Hitchcock 7928* (US). VENEZUELA: *Liesner & Holst 20149* (MO, SI), *Steyermark et al. 131919* (MO, SI), *Wingfield 6023* (MO), *Burkart 17191* (SI). ***A. compressus* (Sw.) P. Beauv.**: ARGENTINA: *Parodi 152* (BAA), *Quarín et al. 2442* (CTES, SI). AUSTRALIA: *Clemens s. n.* (MICH, SI). BOLIVIA: *Beck 3225* (LPB, SI), *Seidel & Vargas 2364* (LPB, SI), BRASIL: *Black 57-20133* (R), *Chase 10711* (MO), *Gilberto 1613* (SI), *Klein 11171* (SI, US). COLOMBIA: *Giraldo-Cañas 2639* (COL, HUA, SI), *Giraldo-Cañas & Morales 3103* (HUA), *Lindig 1089* (COL, P). ECUADOR: *Acosta-Solís 12145* (SI), *Asplund 19722* (NY). INDONESIA: *Vogel 4530* (MO). LIBERIA: *Jansen 884* (MO). NICARAGUA: *Davidse et al. 30771* (MO, SI). PARAGUAY: *Zardini & Velásquez 24676* (AS, MO, SI), *Nicora et al. 9872* (SI). PERÚ: *Smith & Salick 8338* (MO, SI). VENEZUELA: *Burkart 17161* (SI), *Zuloaga et al. 4344* (SI, VEN). ***A. fissifolius* (Raddi) Kuhlm.**: ARGENTINA: *Giraldo-Cañas & Biganzoli 2801* (SI). BRASIL: *Chase 11913* (MO), *Harley 16013* (CEPEC), *Zuloaga & Morrone 4713* (SI). COLOMBIA: *Giraldo-Cañas & López 2597*, *2602*, *2615* (COAH, HUA, MO, SI). VENEZUELA: *Huber 6206*, *6209* (SI, VEN), *Liesner 15697* (MO), *Zuloaga et al. 4357* (SI, VEN). ***A. marginatus* (Trin.) Chase**: BOLIVIA: *Killeen 2229* (F, LPB, SI). BRASIL: *Irwin & Soderstrom 6989*, *7600*, *7618* (NY, SI), *Chase 8905* (MO), *Eiten & Eiten 6774* (MO), *Rúgolo et al. 1735* (SI), *Santos 2157* (R), *Sacco 2363* (COL, R). ***A. morronei* Giraldo-Cañas**: COLOMBIA: *Giraldo-Cañas & López 2624* (COAH, COL, HUA, MO, SI), *2644* (COAH, COL), *Rivera 226* (MEDEL). ***A. poiophyllus* Chase**:

COLOMBIA: *Archer 1250* (US). GUATEMALA: *Cook & Doyle 58* (US). HONDURAS: *Davidse et al. 35115* (MO), *Standley 22799, 24057* (NY). NICARAGUA: *Davidse et al. 30793* (MO, SI). ***A. purpusii* (Mez) Chase**: BELIZE: *Davidse & Brant 32846* (MO, SI). BRASIL: *Chase 10791* (MO), *Hopkins et al. 548* (INPA, NY, SI), *Irwin & Soderstrom 6081* (NY, SI, US). COLOMBIA: *Giraldo-Cañas & López 2625* (COAH, HUA, MO, SI), *Davidse & Llanos 5426* (COL, MO), *Laegaard & Mayorga 17511* (COL, SI). GUYANA: *Davis 823, 838, 868* (NY). PARAGUAY: *Rojas 10781* (LIL), *Hassler 8248* (LIL). VENEZUELA: *Burkart 17119, 17175* (SI).

2. *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Barbigeri* G. A. Black. ***A. anceps* (Mez) Hitchc.**: BRASIL: *Spruce 1259* (NY, US). COLOMBIA: *Jaramillo 327* (COL), *Davidse & Miller 26356* (MO), *Laegaard & Mayorga 17500* (AAU, COAH, COL, SI), *Davidse & Llanos* 5301 (COL), *Vincelli 1274* (COL, FMB), *Wood 4193* (COL, FMB). TRINIDAD: *Soderstrom et al. 1115* (NY). VENEZUELA: *Burkart 17287, 17329* (SI), *Davidse & Huber 23072* (MO), *Riina & Aguilar 106-A* (VEN), *Garófalo et al. 997* (VEN), *Zuloaga et al. 4369* (SI), *Davidse et al. 16746* (MO), *Maguire et al. 32000* (NY), *Maguire & Wurdack 34672* (NY). ***A. casiquiarensis* Davidse**: COLOMBIA: *Davidse 16825* (MO). VENEZUELA: *Davidse et al. 16856* (MO), *17049* (COL, SI), *27688* (MO), *Huber 1679* (SI, VEN), *3410* (MO). ***A. caulescens* (Mez) Henrard**: VENEZUELA: *Holst 3838* (MO), *Huber 9707* (MO), *12957* (SI), *Steyermark 89583* (NY). ***A. chimantensis* Davidse**: VENEZUELA: *Huber & Steyermark 6931* (SI, VEN), *7032* (VEN), *7043* (MO, VEN), *Steyermark & Wurdack 463* (NY), *Steyermark et al. 128405* (MO). ***A. comans* (Trin.) Kuhlm.**: BRASIL: *Irwin et al. 8687* (NY), *8824* (MO), *10606* (MO, NY). PARAGUAY: *Rojas 3994* (BAA), *6390* (SI). ***A. conduplicatus* G. A. Black**: BRASIL: *Anderson et al. 35122* (COL), *Chase 9170* (MO), *Irwin et al. 23465* (NY), *Zuloaga & Morrone 4637* (SI). ***A. eminens* (Nees) G. A. Black**: BOLIVIA: *Quevedo & Centurión 451* (MO), *Steinbach 6976* (MO). BRASIL: *Noblick et al. 2595* (CEPEC), *Harley 15207* (CEPEC), *Mori et al. 16638* (CEPEC). SURINAM: *van Donselaar 3569* (COL). ***A. equitans* Hitchc.**: BRASIL: *Eiten & Eiten 10528, 10634* (MO). TRINIDAD: *Soderstrom 1009* (NY). VENEZUELA: *Wurdack & Adderley 43382* (NY). ***A. hitchcockii* G. A. Black**: BRASIL: *Pires 3735* (NY). GUYANA: *Hitchcock 17114*, 17264 (MO), *Smith 3398* (NY). ***A. leptostachyus* (Flüggé) Hitchc.**: ARGENTINA: *Zuloaga et al. 3174* (SI), *Fontana 204-5* (CTES, SI). BOLIVIA: *Killeen 1685* (LPB, MO, SI). BRASIL: *Alem & Vieira 1621* (MO), *Kuhlmann 79* (R), *Black et al. 57-19455* (COL). COLOMBIA: *Davidse & Miller 26389* (COL), *Blydenstein 1592* (COL), *Fernández et al. 5729* (COL), *Idrobo 11544* (COL), *Laegaard & Mayorga 17467* (AAU, COAH, COL, SI), *Pinto & Sastre 1196* (COL, P), *Triana 31* (COL), *Zuloaga 3985* (COAH, COL, SI), *Hermann 10950* (COL, US). PARAGUAY: *Jiménez 29* (SI). VENEZUELA: *Huber & Alarcón 7663* (MO), *Ramia 2469* (VEN). ***A. piccae* Giraldo-Cañas**: COLOMBIA: *Davidse & Miller 26620* (COL). VENEZUELA: *Davidse et al. 4955* (MO). ***A. pubivaginatus* Henrard**: BRASIL: *Black 50-8653, 50-8687, 50-8741* (COL), *Davidse et al. 17735, 17827* (MO), *Lima 53* (COL, R). GUAYANA FRANCESA: *Hoock 1329* (MO). ***A. schultesii* G. A. Black**: COLOMBIA: *Arbeláez & Sueroke 595* (COAH, HUA, U), *Duivenvoorden 99* (COAH), *Idrobo 8963* (COL), *Murillo et al. 179* (COL), *Palacios & Plazas 777* (COAH), *Sastre & Raichel 4978* (COL, P), *Eden 127* (COL), *Galeano et al. 2271* (COL, MA), *Giraldo-Cañas & López 2551, 2565* (COAH, COL, HUA, MO, NY, SI, VEN), *Schultes & Cabrera 20011* (US). VENEZUELA: *Aymard & Delgado 8107, 8360* (VEN), *Davidse et al. 17204* (COL, MO,

SI), *17393* (MO). ***A. scoparius* (Flüggé) Kuhlm.**: BOLIVIA: *Beck 13379*, *17182* (LPB, SI), *Feuerer et al. 5882* (MO), *Seidel 999* (LPB, SI), *Buchtien 448* (SI), *Williams 1025* (NY). BRASIL: *Heringer et al. 3002* (R), *Black 52-14121* (R). COLOMBIA: *Angulo 24* (HPUJ), *Giraldo-Cañas 2640* (COL, HUA, SI), *Girón 329* (HUA), *Eden 26* (COL), *Barbosa et al. 8699* (COL, FMB, MA), *Zuloaga 3954* (COL, SI). COSTA RICA: *Grayum 3944* (MO, SI), *Davidse 24104* (MO, SI), *Davidse et al. 25588* (MEXU, MO). ECUADOR: *Palacios et al. 143*, *145* (MO, SI), *Cazalet & Pennington 7788* (NY). PERÚ: *Gentry & Smith 35764* (MO), *Parodi 288* (SI), *Smith 6526* (MO, SI), *Tupayachi 22* (MEXU), *Vásquez & Jaramillo 4901* (MO, SI). VENEZUELA: *Davidse 27784* (MO), *Liesner 18516* (COL), *García 15484* (COL), *Burkart 17375* (SI), *Montes 1966* (MO). ***A. siccus* (Nees) Kuhlm.**: ARGENTINA: *Giraldo-Cañas & Biganzoli 2803* (SI). BOLIVIA: *Killeen 1986* (MO), *Steinbach 6976* (NY), *Williams 1023* (NY). BRASIL: *Chase 10241* (MO), *Irwin et al. 11583*, *27281* (COL), *Zuloaga & Morrone 4570* (SI), *Davidse et al. 10966*, *11285* (COL), *11390* (MO), *Castellanos 24605* (COL). PARAGUAY: *Hassler 11548* (G), *Morrone & Pensiero 471*, *539* (SI), *Rosengurtt B- 5780* (LIL), *Rojas 1037*, *13197* (BAA). URUGUAY: *Rosengurtt B-7029* (SI). ***A. steyermarkii* Swallen**: VENEZUELA: *Liesner 17607* (MO), *Steyermark 129590* (MO). ***A. suffultiformis* G. A. Black**: VENEZUELA: *Huber 4015* (VEN), *Steyermark & Bunting 103197* (COL, MO). ***A. surinamensis* (Steud.) Henrard**: GUAYANA FRANCESA: *Hook 245* (COL, VEN), *246* (COL), *248* (COL, MO). ***A. triglochinoides* (Mez) Dedecca**: COLOMBIA: *Davidse 16826* (COL). VENEZUELA: *Guanchez & Varadarajan 2574* (MO, VEN). ***A. villosus* Swallen**: VENEZUELA: *Huber & Izquierdo 12770* (SI, VEN), *Maguire et al. 30148* (NY). ***A. zuloagae* Giraldo-Cañas**: COLOMBIA: *Giraldo-Cañas & López 2588* (COAH), *Sastre & Reichel 4969* (COL, P).

3. *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Capillares* G. A. Black. ***A. capillaris* (Lam.) Chase**: BOLIVIA: *Hitchcock 22657* (R). BRASIL: *Swallen 4099*, *4624* (R), *Clayton 4820* (SI), *Filgueiras & Zuloaga 2126* (SI), *Anderson et al. 35728* (MO), *Chase 9343* (MO), *Plowman et al. 9312* (MO), *Zehntner 76* (R). COLOMBIA: *García 4588* (COL, US), *6497* (COL), *Rivera 235* (MEDEL). ECUADOR: *Asplund 8849* (R). GUAYANA FRANCESA: *Leblond s. n.* (US). GUYANA: *Stoffers et al. 61* (MO). MÉXICO: *Blas 94* (XAL). PERÚ: *Smith 6685* (MO). VENEZUELA: *Davidse & González 19915* (MO, VEN).

4. *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Fastigiati* G. A. Black. ***A. fastigiatus* (Nees) Kuhlm.**: BRASIL: *Irwin & Soderstrom 5214* (MO), *5792* (NY, SI), *Mexía 5880* (MO, R), *Aparecida da Silva et al. 1586* (SI), *Zuloaga & Morrone 4693*, *4699*, *4702* (SI).

5. *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Suffulti* G. A. Black. ***A. cuatrecasasii* G. A. Black**: COLOMBIA: *Cuatrecasas 3882* (SI). BOLIVIA: *Killeen 1577*, *1725* (F, LPB, SI), *Renvoize & Cope 3994* (MO), *Williams 1000* (NY). VENEZUELA: *Davidse et al. 20754* (MEXU), *Montes 1304-A* (MO, VEN). ***A. flabelliformis* Swallen**: BRASIL: *Fróes & Addison 29114* (COL), *Krukoff 12443/187* (NY), *Luetzelburh 22410*, *22954* (R), *Prance et al. 4744* (COL, MO, NY). COLOMBIA: *Philipson 2282*, *2392* (COL). GUYANA: *Harrison & Persand 1049* (NY), *Hitchcock 17275* (US), *Maguire & Fanshawe 32477* (NY), *32565* (NY), *32621* (NY), *Sandwith 1406* (NY). GUAYANA FRANCESA: *Hoock 410a* (COL). VENEZUELA: *Davidse & Huber 22700* (MO), *22866* (MO), *Huber 9162* (MO, NY, VEN), *10448* (NY, SI, VEN), *11882* (SI, VEN), *12339* (SI, VEN). ***A. magallanesiae* Giraldo-Cañas**: VENEZUELA: *Huber 12995* (COL, SI, VEN). ***A. pennellii* G. A. Black**: COLOMBIA: *Saravia 2672*, *2707b*, *2720* (COL), *Pennell 1539* (NY, US).

Axonopus sect. *Cabrera* (Lag.) Chase
***A. aureus* P. Beauv.**: BELIZE: *Gentle 3681* (MO), *9418* (MEXU, MO). BOLIVIA: *Beck 14964* (LPB, SI), *Buchtien 11* (MO), *Seidel 978* (LPB, SI), *Killen 860* (F, SI). BRASIL: *Anderson 7027* (MO, NY), *Callejas et al. 1668* (MO, NY), *Davidse & Ramamoorthy 10844* (MO), *Harley 17018* (K, MO), *Lima 49* (COL), *Plowman et al. 9151*, *9343* (MO, NY), *Chase 11334* (MO), *Hatschbach et al. 59903* (SI), *Oliveira et al. 557* (IBGE, SI). COLOMBIA: *Blydenstein 785* (COL), *Callejas & Marulanda 6888* (COAH, HUA, SI), *Galen & Idrobo 1437* (COL), *Sastre 3592* (COL, P), *Giraldo-Cañas 2638* (COL, HUA, MO, SI), *Giraldo-Cañas & López 2591* (COAH), *Laegaard & Mayorga 17470* (AAU, COL, SI), *Langenheim 3076* (COL), *Little & Little 8382* (COL), *Marulanda & Márquez 1253* (HUA), *Saravia 2637* (COL), *Vincelli 1155* (COAH, FMB), *Wood 4428* (COL), *Zuloaga 3979* (COL, SI). COSTA RICA: *Gómez 18600* (SI), *Gómez et al. 23915* (MO, SI). HONDURAS: *Swallen 10798* (MEXU), *11257* (MEXU), *Pohl 12524* (MO). MÉXICO: *Breedlove 22192* (MEXU), *Cowan 2585* (MEXU), *Magaña 467* (MEXU), *Ricardes 254* (MEXU). NICARAGUA: *Grijalva & Burgos 1596* (MO). PANAMÁ: *Allen 1279* (MO), *Sytsma & D´Arcy 3214* (MO), *Croat 12174* (MO), *Hammel 5505* (COL, MO), *Hitchcock 7987* (MO, US). PERÚ: *Smith 6515* (MO, SI). PUERTO RICO: *Chase 560* (MEXU, US), *Hioram 838* (MEXU). SURINAM: *Heyligers 626* (COL). VENEZUELA: *Huber 1968* (MO, VEN), *Burkart 17238* (SI), *Davidse 3072* (MO), *Ramia 1002* (VEN), *Boom & Grillo 6374* (COL, MO, NY), *Zuloaga et al. 4307* (SI, VEN), *Steyermark 99381* (COL, VEN). ***A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase**: BOLIVIA: *Beck 21085* (LPB, SI), *Killeen 894* (F, SI), *Krapovickas & Schinini 31746* (CTES, SI). BRASIL: *Anderson 9342* (COL, NY), *Anderson et al. 37125* (MO, NY), *Chase 11053* (MO), *Mexía 5623* (MO), *Dusén 16838* (SI), *Brooks et al. BRASPEX-127* (MO, NY, SI), *Oliveira et al. 527* (IBGE, SI). COLOMBIA: *Giraldo-Cañas & López 2641* (COAH), *Smith 2138* (COL, MO, US), *Smith & Idrobo 1417* (COL, US), *Saravia 1630* (COL), *Davidse & Llanos 5370* (COL, MO), *Lindig 1078* (COL, P), *Triana 761* (COL), *Cuatrecasas 7649* (COL, US), *Cuatrecasas & García 4260* (COL), *Blydenstein 1646* (COL), *Jaramillo et al. 1054* (COL), *Rivera 4* (COL), *Smith & Idrobo 1417* (COL, US), *Starr 81* (COL), *Davidse & F. Llanos 5370* (COL, MO). COSTA RICA: *Pohl & Gabel 13729* (MO). GUATEMALA: *Harmon & Fuentes 1852* (MO). PANAMÁ: *Dodge et al. 16892* (MO), *Standley 25199* (MO, US), *McDaniel 8324* (MO), *Nee 8156* (MO). PARAGUAY: *Hassler & Rojas 10747* (BAA), *Fiebrig 5048* (BAA). VENEZUELA: *Davidse 2881* (MO), *Ramia 3505* (VEN), *Tamayo 2147* (VEN).

Axonopus sect. *Lappagopsis* (Steud.) Chase
***A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhlm.**: BOLIVIA: *Solomon 7729* (MO), *Killeen 2788* (F, SI), *Killeen & Grinwood 7725* (MEXU). BRASIL: *Anderson 9412* (MO, NY), *Bahia 64* (MO), *Calderón et al. 2575* (MO, US), *2761* (INPA, MO, US), *Calderón & O. Monteiro 2716* (SI, US), *Mori 12937* (MO), *Hoehne 1472* (R), *Zuloaga et al. 4831* (IBGE, MO, SI), *Aparecida & Pereira 857* (IBGE, SI), *861* (IBGE, SI), *Irwin et al. 8656* (COL, NY), *9812* (NY, VEN), *Chase 10518* (MO), *Zuloaga & Morrone 4664* (SI), *Dusén 6962* (MO), *Santos 2125* (R). PARAGUAY: *Morrone & Pensiero 548* (SI). ***A. chaseae* G. A. Black**: BRASIL: *Chase 11232* (MO, US), *Davidse et al. 12220-A* (MO), *Felfili et al. 8* (IBGE, SI). ***A. herzogii* (Hack.) Hitchc.**: BOLIVIA: *Daly et al. 2177* (MO, NY). BRASIL: *Cordeiro 905* (MO).

Axonopus sect. *Senescentia* Giraldo-Cañas
***A. senescens* (Döll) Henrard**: COLOMBIA: *Blydenstein & Saravia 1098* (COL). GUAYANA FRANCESA: *Hoock 259* (COL, MO), *260* (COL), *262* (COL), *264* (COL), *266* (COL), *612* (NY), *Hoock s. n.* (NY, P), *Leprieur s. n.* (COL, MO), *Sagot 120* (P, R).